ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XVII, 2, 1983

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ТУБУЛЯРНЫХ ЖЕЛЕЗ ЛИЧИНОК КРАСНОТЕЛКОВЫХ КЛЕЩЕЙ (TROMBICULIDAE)

А. Б. Шатров

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Исследовано тонкое строение парных тубулярных желез личинок краснотелковых клещей, которое оказалось сходным с организацией осморегулирующих эпителиев.

Так называемые тубулярные железы чрезвычайно характерны для тромбидиформных и, в частности, краснотелковых клещей. Все предшествующие исследователи трактовали их как слюнные (Bader, 1938; Brown, 1952; Michael, 1895; Mitchell, 1964; Moss, 1962). Авторы немногих работ по слюнным железам личинок краснотелок (Schramlova, 1978; Voigt, 1971) также описывают парные тубулярные железы в комплексе прочих слюнных желез. Тем не менее было замечено, что тубулярные железы очень слабо воспринимают гистологические красители и никогда не содержат каких-либо секреторных включений.

Нами были предприняты гистологические и электронно-микроскопические исследования комплекса слюнных желез личинок двух видов краснотелковых клещей *Neotrombicula pomeranzevi* и *Hirsutiella zachvatkini*. В предыдущем сообщении мы рассмотрели строение и функции собственно слюнных желез (Шатров, 1982). Данная работа посвящена морфофункциональным особенностям тубулярных желез, которые у личинок краснотелковых клещей по ряду принципиальных черт организации не могут быть отнесены к слюнным железам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужили личинки двух видов краснотелковых клещей, питающихся на своих естественных хозяевах — *Neotrombicula pomeranzevi* (Schluger, 1948) на красно-серой полевке (*Clethrionomys rufocanus* Sundev.) и *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger, 1948) на рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus* Schreber). На световом уровне изучались оба вида. Для электронно-микроскопических исследований были использованы личинки *H. zachvatkini* на поздних стадиях питания. Методы гистологической фиксации и окраски, а также электронно-микроскопической фиксации и заливки приведены нами ранее (Шатров, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Как показали проведенные исследования, тубулярные железы у личинок обоих изученных видов краснотелковых клещей совершенно одинаковы по расположению и гистологическим особенностям. Они парны, занимают вентральное положение и идут вдоль тела под большими железами от фронтальной стенки кишечника прямо вперед, немного не доходя до передней стенки тела. На световом уровне тубулярная железа имеет вид тонкой и длинной (78 мкм в длину и 8.4 мкм в диаметре) круглой трубочки с выраженным срединным каналом и стенками, преимущественно из одного ряда клеток, расположенных вокруг канала в виде розетки (рис. 1, *1*, *2*; см. вкл.). Ближе к своему каудальному основанию диаметр железы несколько увеличивается (до 10 мкм) за счет более рыхлого расположения клеток вокруг срединного канала, а также растяжения железы в трансверзальной плоскости. Клетки железы призматической формы, около 3.5 мкм в высоту, и чрезвычайно слабо окрашиваются гистологическими красителями, характеризуясь едва заметной базофилией. Круглые или несколько продолговатые ядра занимают срединное положение в клетках и содержат небольшие, часто трудно выявляющиеся ядрышки. Хроматин оформлен в виде отдельных, часто сравнительно крупных глыбок, которые примыкают к ядерной оболочке.

Своим каудальным основанием железа прилегает к передней стенке кишки, недалеко от места впадения в нее пищевода. Здесь железа поворачивает латерально и идет некоторое расстояние (около 34 мкм) по стенке кишечника поперек главной оси тела клеща. Характерно очень тесное соприкосновение клеток тубулярной железы и эпителиальных клеток кишечника. Далее железа опять поворачивает вперед и вскоре слепо заканчивается. От терминального конца железы берет начало проток, имеющий вид тонкой слабоэозинофильной трубки с клеточными стенками. Ядра этих клеток более базофильны, чем ядра клеток самой железы, и отличаются вытянутой уплощенной формой. Проток каждой из парных желез идет, не изгибаясь, прямо вперед и заканчивается у передней стенки тела, открываясь наружу, помимо гнатосомы, приблизительно между основанием пальпы и коксой I ноги. Точное место окончания протока на гистологических препаратах определить затруднительно. Ни на одном из наших препаратов мы не могли обнаружить, чтобы проток изгибался в сторону гнатосомы или сливался с протоками других желез. Клетки железы не обнаруживают накопления какого-либо секрета и на протяжении всего периода питания остаются без изменений.

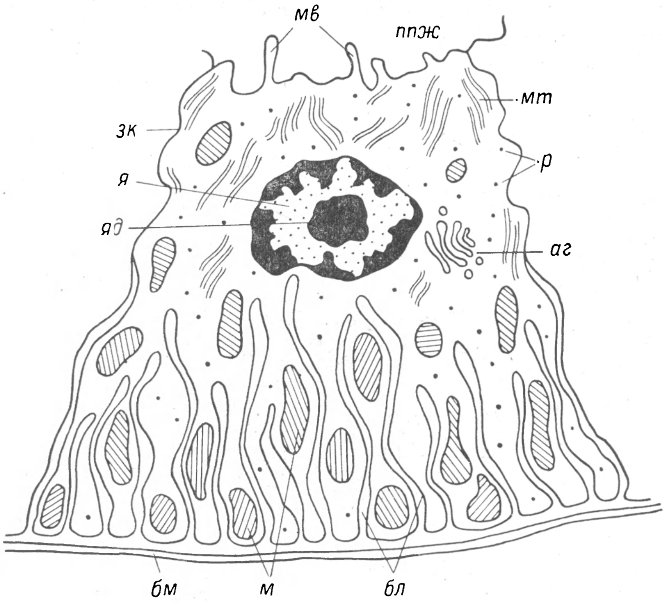

Рис. 2. Схема тонкого строения клетки тубулярной железы в проксимальной части.

р — рибосомы, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.
Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

Электронно-микроскопические исследования позволили выяснить не только детали строения, но и функциональное значение тубулярных желез. Так, выяснилось, что в проксимальной части железы базальная плазматическая мембрана составляющих ее клеток образует хорошо выраженный базальный лабиринт, который занимает больше половины высоты клеток (рис. 1, *3*; 2). При этом собственно базальная мембрана, окружающая железу, остается ровной и не следует впячиваниям плазматической мембраны. Между мембранами базального лабиринта расположены хорошо выраженные митохондрии. Митохондрии удлиненные, округлые или неправильной формы с электронноплотным мелкозернистым матриксом и тесно расположенными преимущественно продольными кристами. Цитоплазма клеток средней электронной плотности (рис. 1, *3*). Помимо митохондрий, из других органелл иногда можно видеть немногочисленные комплексы Гольджи в срединных частях клеток, а также довольно многочисленные свободные рибосомы и рыхло расположенные микротрубочки в апикальных частях клеток, ориентированные вдоль оси клеток и несущие, по-видимому, опорную функцию (рис. 1, *4*, *5*).

Апикальные поверхности клеток, ограничивающие полость протока тубулярной железы, неровные, иногда слабоскладчатые, и формируют отдельные редко расположенные невысокие микроворсинки, не содержащие никаких органелл (рис. 1, *3*). Боковые поверхности клеток также неровные и между соседними клетками часто можно наблюдать узкие межклеточные промежутки. Верхние края клеток соединены между собой часто трудно выявляющимися септированными десмосомами.

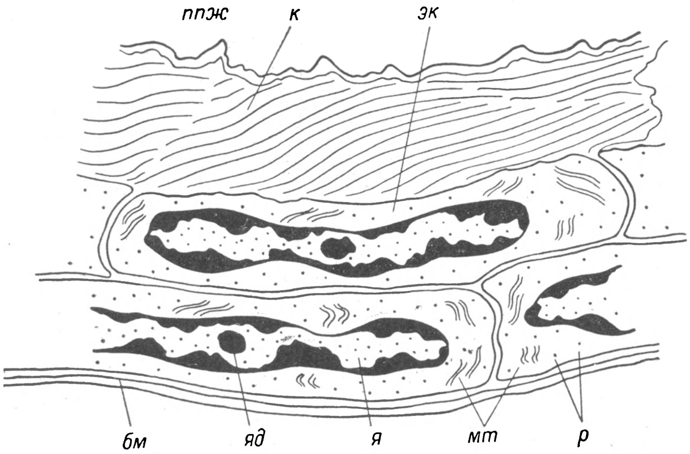

Рис. 3. Схема тонкого строения стенки дистальной части тубулярной железы. Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

Тонкое строение тубулярной железы, таким образом, оказывается аналогичным строению осморегулирующих эпителиев (Berridge, Oschman, 1969; Pease, 1956, и др.) и не оставляет сомнения в том, что тубулярные железы осуществляют водно-солевой обмен питающихся личинок. Базальный лабиринт и микроворсинки увеличивают полезную поверхность клеток, участвующих в водно-солевом обмене (Балашов, Райхель, 1973, 1975, 1976; Berridge, Oschman, 1969). Сильное развитие базального лабиринта в проксимальной части тубулярной железы и слабовыраженные микроворсинки обусловливают полярность клеток и свидетельствуют о том, что здесь происходит активный транспорт реабсорбированной воды и ионов из гемолимфы личинки по направлению к центральному каналу железы (Балашов, Райхель, 1976; Berridge, Oschman, 1969).

В средней части железы ее клетки несколько уплощаются и теряют выраженный базальный лабиринт (рис. 1, *4*). В цитоплазме, в срединных и апикальных частях клеток, наблюдаются единичные комплексы Гольджи, отдельные митохондрии и довольно многочисленные микротрубочки (рис. 1, *5*).

В дистальной части, занимающей приблизительно одну треть общей протяженности железы, она утончается до 3 мкм в диаметре, клетки ее сильно уплощаются и располагаются вокруг протока в несколько слоев. Базальный лабиринт и микроворсинки полностью исчезают (рис. 1, *6*; 3). Ядра этих клеток вытянуты и ориентированы вокруг протока. В цитоплазме клеток не наблюдается никаких органелл, за исключением микротрубочек и рибосом. Очевидно, эти клетки не могут осуществлять функцию водно-солевого обмена и являются эпителиальными клетками, формирующими выводной проток тубулярной железы. Эти эпителиальные клетки сходны по строению с эпителиальными клетками выводных протоков слюнных желез иксодовых клещей (Балашов, 1979).

Между апикальными поверхностями клеток и собственно полостью протока в средней и особенно в дистальной частях железы наблюдается хорошо выраженный, широкий слой электронно-светлой волокнистой массы, волокна которой ориентированы преимущественно циркулярно вокруг протока (рис. 1, *5*, *6*). При этом сама полость протока ограничена мембраной, под которой расположена узкая каемка электронноплотного вещества. Данное образование чрезвычайно сходно по строению с кутикулярной стенкой слюнных протоков и пищевода иксодовых клещей (Балашов, 1979) и, очевидно, является кутикулой, выделяемой эпителиальными клетками дистальной части тубулярной железы. Электронно-светлая фибриллярная структура является прокутикулой, а тонкий уплотненный слой, непосредственно ограничивающий проток, — эпикутикулой. Однако в отличие от иксодовых клещей (Балашов, 1979; Coons, Roshdy, 1973, и др.) кутикулярная стенка протока тубулярной железы лишена спиральной кутикулярной нити, что также характерно для протоков прочих желез личинок краснотелковых клещей (Шатров, 1982).

Наличие толстой эластичной кутикулярной стенки, по всей видимости, свидетельствует о прохождении больших масс жидкости по протоку и, следовательно, об интенсивном функционировании самой тубулярной железы по реабсорбции жидкости из полости тела личинок краснотелковых клещей во время их питания на животных-хозяевах.

Собственно экскреция отработанных веществ осуществляется посредством совершенно другого органа, представленного у тромбидиформных клещей видоизмененной задней кишкой, или так называемым экскреторным органом (Bader, 1938; Michael, 1895; Mitchell, 1955, 1964, 1970, и др.).

ОБСУЖДЕНИЕ

Тубулярные железы у всех тромбидиформных клещей, по-видимому, в той или иной мере выполняют функцию водно-солевого обмена, а морфологическое обособление их протоков у личинок краснотелок обусловлено спецификой питания последних, когда избыток поглощенной клещами и реабсорбированной из гемолимфы жидкости выводится не в ранку хозяина, а за ее пределы. Это может являться одной из морфологических адаптаций личинок краснотелковых клещей к длительному паразитированию.

По предложению Джонса (Jones, 1950) тубулярные железы представляют собой видоизмененные мальпигиевы сосуды, которые благодаря питанию личинок посредством внекишечного пищеварения утрачивают свою первоначальную экскреторную функцию и на протяжении эволюции простигмата постепенно отрываются от кишечника и приобретают новую роль, открываясь обычным протоком около переднего конца тела клеща. Однако такая точка зрения выглядит неубедительной, и лишена подтверждения сравнительно-анатомическими данными.

Собственно мальпигиевы сосуды у личинок краснотелок отсутствуют, и их обнаружение у *Cheladonta costulata* (Schramlova, 1978) является, по всей видимости, ошибочным.

Тубулярные железы личинок краснотелок по тонкому строению клеток и функциональной роли сходны с клетками пирамидальных альвеол слюнных желез иксодовых клещей (Балашов, 1979; Джафаров, 1964; Binnington, 1978; Coons, Roshdy, 1973, и др.), которые осуществляют выведение из организма клеща избытка поглощенной при питании жидкости. Тем не менее в клетках тубулярных желез никогда не наблюдаются электронноплотные секреторные гранулы, которые обнаружены у ряда иксодовых клещей особенно в период голодания, и имеют жировую природу (Джафаров, 1964). Вместе с тем выводимая тубулярными железами жидкость, как это видно из вышеизложенного, не принимает участия в формировании окончательного секрета, что предположено Джафаровым в отношении иксодовых клещей и, возможно, имеет место у большинства остальных тромбидиформных клещей, у которых протоки тубулярных желез являются основными, куда впадают протоки прочих желез (Bader, 1938; Michael, 1895; Moss, 1962). У личинок краснотелок тубулярные железы обеспечивают, по-видимому, лишь гомеостаз питающихся личинок, выводя избыток воды за пределы ранки хозяина.

По наличию базального лабиринта и микроворсинок тубулярные железы сходны с мальпигиевыми сосудами насекомых (Jarial, Scudder, 1970; Taylor, 1971a, 1971b) и клещей (Балашов, Райхель, 1973, 1975; Coons, Axtell, 1971), что указывает на общность отдельных функций у этих образований. Однако экскреция и формирование твердых кристаллов гуанина или тому подобных веществ в полости канала железы, что является спецификой мальпигиевых сосудов, у тубулярных желез личинок краснотелок не имеет места.

Таким образом, как мы видим, функциональная специализация тубулярных желез личинок краснотелковых клещей способствует эффективности длительного процесса питания этих паразитов на животных-прокормителях.

Литература

Балашов Ю. С. Слюнные железы. — В кн.: Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. Л., 1979, с. 28—34.

Балашов Ю. С., Райхель А. С. Электронно-микроскопическое исследование мальпигиевых сосудов клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Schl. I. Голодающие самки. — Паразитология, 1973, т. 7, вып. 3, с. 231—237.

Балашов Ю. С., Райхель А. С. Электронно-микроскопическое исследование экскреторной системы голодающих самок клеща Hyalomma asiaticum P. Sch. et E. Schl. II сообщ. — Паразитология, 1975, т. 9, вып. 3, с. 252—259.

Балашов Ю. С., Райхель А. С. Ультратонкое строение экскреторной системы аргасового клеща Ornithodoros papillipes. — Паразитология, 1976, т. 10, вып. 5, с. 385—391.

Джафаров Т. Э. Электронно-микроскопическое исследование пирамидальных альвеол слюнных желез некоторых клещей. — В кн.: Электронная и флюоресцентная микроскопия клетки. М., 1964, с. 31—37.

Шатров А. Б. Строение и функциональные особенности слюнных желез личинок краснотелковых клещей (Trombiculidae). — Паразитология, 1982, т. 16, вып. 4, с. 315—326.

Bader C. Beitrage zur Kenntnis der Verdanungsvergange bei Hydracarinen. — Rev. Suisse Zool., 1938, T. 45, p. 721—806.

Berridge M. J., Oschman J. L. A structural basis for fluid secretion by malpighian tubules. — Tissue and Cell, 1969, vol. 1, N 2, p. 247—272.

Binnington K. C. Sequential changes in salivary gland structure during attachment and feeding of the cattle tick, Boophilus microplus. — Int. J. Parasitol., 1978, vol. 8, N 2, p. 97—115.

Brown J. R. C. The feeding organs of the adult of the common «chigger». — J. Morph., 1952, vol. 91, N 1, p. 15—52.

Coons L. B., Axtell R. C. Ultrastructure of the excretory tubes of the mite Macrocheles muscaedomesticae (Mesostigmata, Macrochelidae) with notes on altered mitochondria. — J. Morph., 1971, vol. 133, N 3, p. 319—338.

Coons L. B., Roshdy M. A. Fine structure of the salivary glands of unfed male Dermacentor variabilis (Say) (Ixodidae). — J. Parasitol., 1973, vol. 59, N 5, p. 900—912.

Jarial M. S., Scudder G. G. E. The morphology and ultrastructure of the malpighian tubules and hindgut in Cenocorina bifida (Hung) (Hemiptera, Corixidae). — Zs. Morph. Tiere, 1970, Bd 68, Hf. 4, S. 269—299.

Jones B. M. The penetration of the host tissue by the harvest mite, Trombicula autumnalis Shaw. — Parasitology, 1950, vol. 40, N 3, 4, p. 247—260.

Michael A. D. A study of the internal anatomy of Thyas petrophilus, an unrecorded Hydrachnid found in Cornwall. — Zool. Soc. London Proc., 1895, p. 174—209.

Mitchell R. D. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh water mussels. — Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan, 1955, N 89, p. 1—41.

Mitchell R. D. The anatomy of an adult chigger mite Blankaartia acuscutellaris (Walch.). — J. Morph., 1964, vol. 114, N 3, p. 373—391.

Mitchell R. D. The evolution of a blind gut in trombiculid mites. — J. nat. Hist., 1970, vol. 4, N 2, p. 221—229.

Moss W. W. Studies on the morphology of the trombidiid mite Allothrombium lerouxi Moss (Acari). — Acarologia, 1962, T. IV, Fasc. 3, p. 314—345.

Pease D. C. Infolded basal plasma membranes found in epitheliae noted for their water transport. — J. Biophys. Biochem. Cytol., 1956, vol. 2, N 4, P. 2 (suppl), p. 203—208.

Schramlova J. Microscopical anatomy of larva of Cheladonta costulata (Acarina : Trombiculidae). I. Glands. — Folia parasitol., 1978, vol. 25, N 1, p. 61—65.

Taylor H. H. Water and solute transport by the malpighian tubules of the stick insect, Carausius morosus. The normal ultrastructure of the type I cell. — Zs. Zellforsch., 1971a, Bd 118, Hf. 3, S. 333—368.

Taylor H. H. The fine structure of the type 2 cell in the malpighian tubules of the stick insect Carausius morosus. — Zs. Zellforsch., 1971b, Bd 122, Hf. 4, S. 411—424.

Voigt B. Anatomie und Histologie der Drusen bei Trombiculiden—Milbenlarven. — Zool. Anz., 1971, Bd 186, Hf. 4/5, S. 403—417.

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL SPECIALIZATION OF TUBULAR GLANDS IN TROMBICULID LARVAE (TROMBICULIDAE)

A. B. Shatrov

SUMMARY

Paired tubular glands of trombiculid mites larvae are situated ventrally and pass from the the anterior wall of the gut forward to the frontal wall of the body where they open with independent efferent ducts. The gland's cells are poorly basophilic and surround the central canal as a rosette. Proximally the basal plasmatic membrane of the gland's cells forms a basal labyrinth with mitochondria and the apical surface with rare microvilli. This suggests that the tubular glands perform the function of aquatic — saline metabolism in feeding larvae, in particular, excrete redundant body fluid consumed during the feeding. Distally the cells of the gland become flattened and lose the basal labyrinth and microvilli. The gland's efferent duct has a thick cuticular membrane. Accumulation of hard excretae in tubular glands was not observed.

Вклейка к статье А. Б. Шатрова

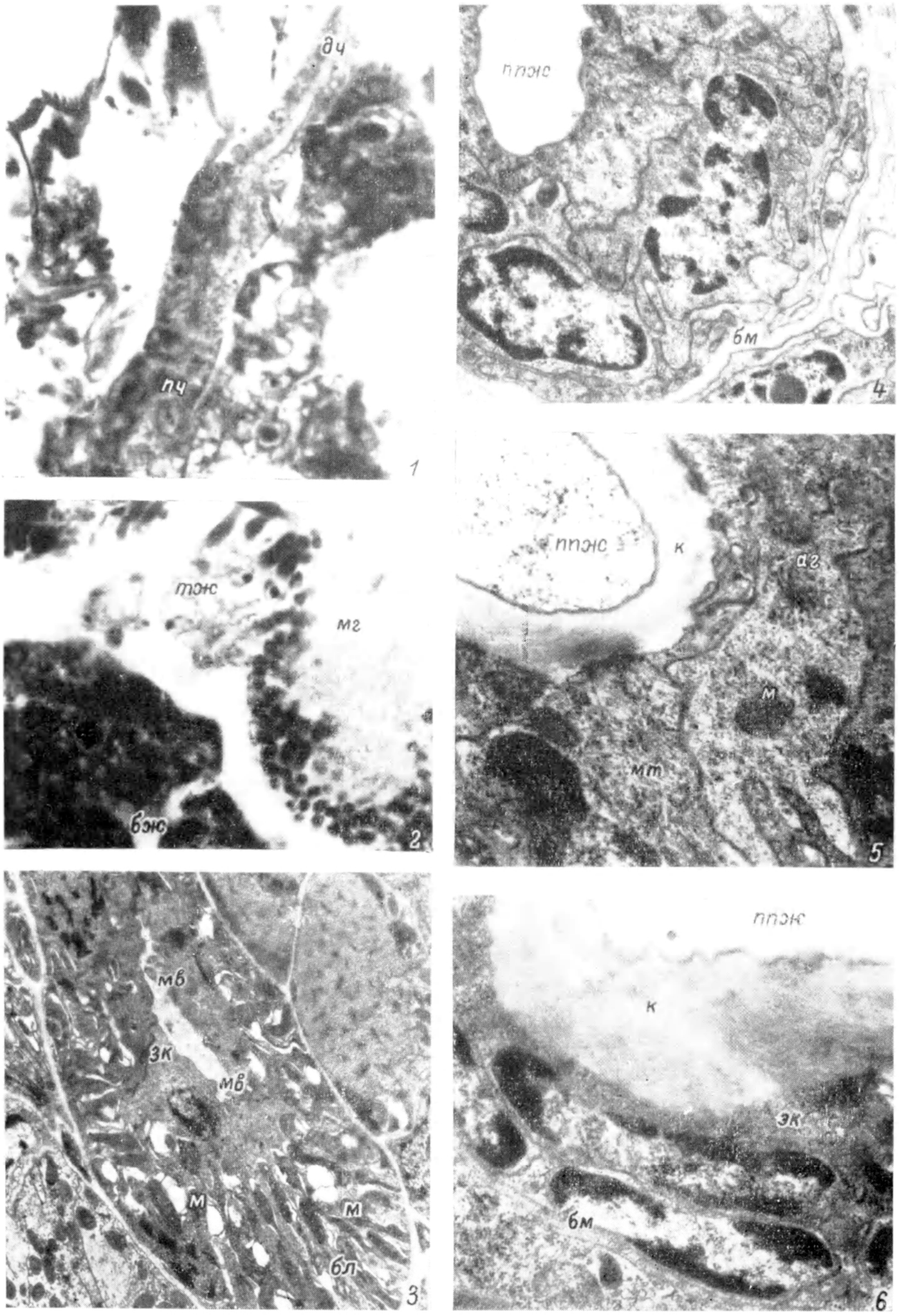

Рис. 1. Строение тубулярной железы личинок краснотелковых клещей *N. pomeranzevi* (*1*, *2*), *H. zachvatkini* (*3*—*6*).

1 — тубулярная железа, продольный срез, ×346; *2* — то же, поперечный срез, ×238; *3* — участок проксимальной части тубулярной железы, ×4000; *4* — участок стенки средней части железы, ×5000; *5* — апикальные участки клеток в средней части железы, ×7000; *6* — участок стенки дистальной части железы, ×9000. ***аГ*** — аппарат Гольджи, *бж* — большая железа, *бл* — базальный лабиринт, *бм* — базальная мембрана, *дч* — дистальная часть железы, *зк* — зона контакта, *к* — кутикула, *м* — митохондрии, *мв* — микроворсинки, *мг* — мозг, *мт* — микротрубочки, *ппж* — полость протока железы, *пч* — проксимальная часть железы, *тж* — тубулярная железа, *эк* — эпителиальная клетка.